

УДК 521.526 : 001.57

ИССЛЕДОВАНИЕ ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМЫХ МЕХАНИЗМОВ  
РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ.  
ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

О. А. ЖИГАЛЬСКИЙ

Анализ плотностно-зависимых механизмов регуляции численности проводится на имитационной математической модели. В ее основу положено представление о специфичности структурных групп, составляющих популяцию. Поведение модельной популяции адекватно природной популяции красной полевки. Установлено, что эффект всех обратных связей проявляется на популяции с запаздыванием. В природных популяциях это запаздывание частично компенсируется быстрой сменой биологически специфических внутрипопуляционных группировок. Колебания численности и структуры популяции нельзя объяснить, оставаясь только в рамках плотностно- зависимых механизмов регуляции, для этого необходимо привлечение данных об изменении качественного состава популяции.

Исследование микроэволюционных процессов, развивающихся на популяционном уровне и имеющих в своей основе механизмы, обеспечивающие приспособительное регулирование численности популяции в меняющихся условиях, является одной из главных задач современной экологии и генетики (Шварц, 1969; Лобашов и др., 1970).

Существующие гипотезы о механизмах регулирования численности в популяциях мелких грызунов можно разделить на две группы. Первая — гипотезы, согласно которым процессы рождаемости и смертности, формирующие динамику численности, определяются внешними по отношению к популяции факторами, в первую очередь метеорологическими условиями и кормовой базой. В основе второй группы гипотез лежат представления о территориальных взаимоотношениях и различиях животных, составляющих популяцию, динамика ее демографических показателей определяется плотностью населения. Исследованиями сторонников этой точки зрения показано нарастание уровня стресса при увеличении плотности, что в свою очередь ведет к понижению жизнеспособности животных и снижению репродуктивного потенциала популяции. Изменение демографической структуры и численности популяции в ответ на действие различных факторов реализуется посредством изменения физиологического состояния животных, приспособительное значение которого состоит в приведении численности в соответствие с условиями среды (Elton, 1924; Кашкаров, 1933; Свириденко, 1934; Калабухов, 1935; Формозов, 1947; Наумов, 1948, 1965; Шварц, 1965; Кошкина, 1965, 1967; Большаков, 1962, 1972; Шилов, 1977; Christian, 1950, 1971; Christian, Davis, 1964; Chitty et al., 1968; Krebs, 1970; Mayers, Krebs, 1971; Томарин, Krebs, 1969, и др.).

Многочисленные исследования и обилие фактов, относящихся к плотностно- зависимым характеристикам популяции, не дают исчерпывающего ответа на вопрос о причинах возникновения колебаний демографической структуры и численности популяции. В частности, остается нерешенной задача количественных оценок реакции популяции в ответ на изменения плотности. В нашей работе сделана попытка обобщить и formalизовать в виде имитационной математической модели имеющиеся в современной литературе данные о механизмах регуляции численности мелких грызунов, а также оценить роль плотностно- зависимых механизмов в формировании структуры и численности замкнутых популяций.

## СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ МОДЕЛИ

В основу модели положено представление о специфичности различных структурных групп, составляющих популяцию. В связи с этим популяция красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall. представлена состоящей из пяти групп: 1) детеныши, находящиеся в гнезде, 2) неполовозрелые, 3) половозрелые, 4) беременные, 5) кормящие (Шварц, 1959; Большаков, 1972; Ивантер, 1975; Шилов, 1977, и др.). При построении модели было принято, что самцов в популяции всегда достаточно для оплодотворения всех половозрелых самок (самцы не ограничивают рост популяции), поэтому все моделируемые процессы рассматриваются только в отношении самок (Кошкина, 1967; Ивантер, 1975, и др.).

Общая численность модельной популяции равна сумме численности структурных групп, численность которых на каждом временном шаге определяется как числом животных в предыдущий момент времени, так и числом зверьков, перешедших в данную группу за один временной шаг модели. Переход животного из одной группы в другую обусловлен комплексом условий перехода, специфичных для каждой группы.

Оценка основных популяционных характеристик, используемых в модели, проведена на основании данных Т. В. Кошкиной (1965, 1967). Отсутствующие в этих работах характеристики оценены по данным других исследователей. Рассмотрим основные используемые нами характеристики. Срок нахождения в гнезде (первая группа) — его длительность — слагается из продолжительности подсосного периода и периода времени смешанного питания и колеблется от 16 до 23 дней — в модели принят равным 21 дню (Свириденко, 1934, 1967; Петров, Айрапетянц, 1961; Пегельман, Корабельников, 1972; Кошкина, 1975; Гашев, 1978). Через 21 день с момента рождения зверек переходит из первой группы во вторую. Срок полового созревания, а значит, и переход их второй группы в третью, принят равным 21 дню, но в зависимости от времени рождения (весна, лето, осень) и плотности популяции он будет меняться (Кошкина, 1965; Кошкина, Коротков, 1975; Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975). Если плотность популяции ниже критической и рассматриваемый момент времени относится к сезону размножения, то зверек в течение одного временного шага (3 дня) может перейти из третьей группы в четвертую, но если эти условия не выполняются, то такой переход либо вообще не произойдет, либо произойдет значительно позже. Продолжительность беременности в модели — 21 день (Свириденко, 1967; Кошкина, Коротков, 1975; Coutts, Rowland, 1969, и др.). Помет родивших самок переходит в первую группу, а она сама — в группу кормящих (пятая группа). В модели использованы также следующие параметры: численность помета — семь детенышней, коэффициенты смертности за месяц — 0,7, 0,19, 0,08, 0,08, 0,08 для каждой группы соответственно, до весны доживает 50% ушедших в зиму зверьков (Калабухов, 1935; Большаков, 1962; Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975; Кошкина, Коротков, 1975; Gliwicz, 1975; Bujalska, 1977). При указанных параметрах проведен контрольный расчет модельной популяции.

Когда суммарная численность половозрелых и беременных достигнет критического уровня, в модельной популяции удлинится срок полового созревания, уменьшится число размножающихся, увеличится длительность межродовых промежутков, повысится смертность в первых двух группах. Интенсивность этих обратных связей пропорциональна разности суммарной численности половозрелых и размножающихся зверьков и критической численности. Термин «плотность», используемый в работе, трактуется в определении М. Е. Лобашова с соавт. (1970).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

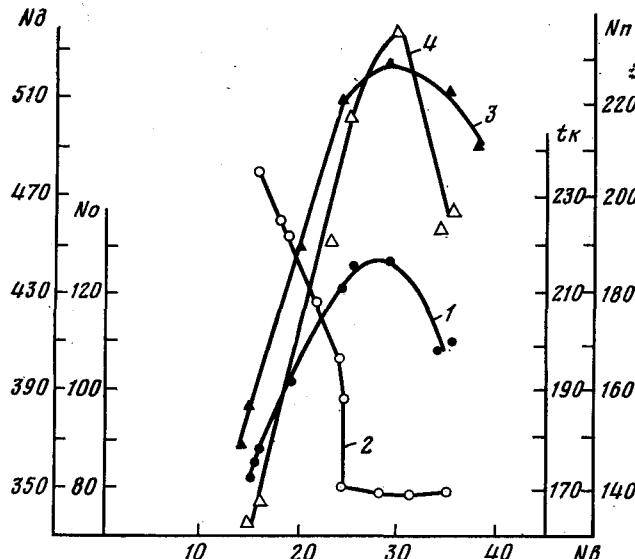
Изменения численности модельной и природной популяций имеют сходные тенденции. В модельной популяции, так же как и в природной, наблюдаются годы высоких и низких весенних численностей, причем за каждым пиком следует спад. При высокой весенней численности число

## Характеристики модельной популяции

Варианты	Весенняя численность	Весенняя численность	Дата достижения критической численности	Количество пометов	Кол-во детенышей	Сезонный пик численности	Дата достижения сезонного пика
Контрольный	Высокая	35	21.VI	5	453	229	6.VIII
	Низкая	16	9.VIII	7	329	148	9.VIII
1	Высокая	49	21.IV	5	640	288	24.VIII
	Низкая	38	21.VI	6	588	148	9.VIII
2	Высокая	64	21.IV	3	531	289	30.VII
	Низкая	44	21.VI	5	604	270	9.VII
3	Высокая	83	21.IV	2	453	317	30.VII
	Низкая	63	21.IV	4	686	290	3.VIII
4	Высокая	35	21.VI	5	451	221	6.VIII
	Низкая	17	9.VIII	7	360	163	9.VIII
5	Высокая	53	21.IV	7	969	351	18.VIII
	Низкая	46	21.IV	8	689	315	21.VIII
6	Высокая	21	15.VII	7	441	201	9.VIII
	Низкая	16	9.VIII	7	356	161	9.VIII
7	Высокая	42	21.VI	7	760	281	21.VIII
	Низкая	40	21.VI	7	722	273	21.VIII

пометов за один сезон размножения — пять, при низкой — семь. Три, а иногда четыре помета — от перезимовавших, остальные — от зверьков первых пометов, поэтому 68% от общего числа прибыльных — потомки перезимовавших, 32% — от зверьков первых пометов (Кошкина, 1967; Шварц с соавт., 1977). Основная причина различного числа пометов — сама весенняя численность. Так, если размножение начинается при значительном числе перезимовавших, то уже во второй половине июня плотность популяции начинает превышать критический уровень, что снижает интенсивность размножения. Для низких численностей характерно позднее (почти на полтора месяца) «включение» обратных связей, что обусловливает появление дополнительных пометов. Однако при высоких численностях общее число прибыльных больше, чем при низких (таблица, строка Контрольный вариант). Кажущиеся противоречия обусловлены различиями в весенных численностях — большему числу размножающихся самок соответствует большее число детенышей. При плотностях ниже критических число прибыльных увеличивается пропорционально числу самок; превышение этого уровня нарушает пропорциональность прироста, что связано с повышенной смертностью молодых и лишь частичным участием в размножении половозрелых зверьков (рисунок). Кроме того (рисунок), высокая численность перезимовавших приводит к увеличению «сезонного» пика и подъему уровня осенней численности. Но для каждого конкретных условий существует такая численность (в контрольном варианте 28), превышение которой вызывает снижение как «сезонного» пика, так и осенней численности. Основные причины этого — раннее ограничение размножения при высоких численностях и различия в динамике прибыльных в годы малых и больших численностей. Наиболее четко этот эффект проявляется при значительных перепадах весенных численностей. Так, прирост популяции за май — июнь в год низкой численности составляет 42%, а в год высокой — 68%. Во втором случае основную часть сеголеток составляют зверьки первых трех пометов, которые погибают к осени, что является причиной снижения осенней численности. Когда размножение начинается с малого числа перезимовавших, популяция медленно наращивает репродуктивный потенциал, в результате чего большая часть прибыльных (58%) приходится на вторую половину лета (4, 5, 6, 7-й пометы). Эти зверьки не размножаются в год своего рождения, поэтому успешно переживают зиму и формируют высокую весеннюю численность следующего года (Ивантер, 1975; Кошкина, Коротков, 1975; Оленев, 1979). В этом случае становится понятным

резкое падение численности в годы, следующие за годами с высокой весенней численностью. Главная причина этого — малое число зверьков, уходящих в зиму (32%), в то время как в годы с малой весеннею численностью процент таких зверьков повышается до 58. Тогда в первом случае на следующий год наблюдается закономерный спад численности, а во втором — ее подъем. Если популяция за один сезон размножения сможет повысить свою численность до уровня высокой, возникнут двухлетние колебания, если это произойдет за два сезона, то возникнет трехлетний цикл, и так далее.



Зависимость основных популяционных характеристик от весеннеи численности.  $N_b$  — весенняя численность,  $No$  (1) — осенняя численность,  $tk$  (2) — время достижения критического уровня численности,  $Nd$  (3) — число прибыльных,  $Nn$  (4) — уровень сезонного пика численности

Кроме описанных эффектов высокая весенняя численность почти на месяц сокращает длительность периода размножения, последние прибывающие в этом случае выходят из гнезд 20—22 августа, при низкой — 10—12 сентября. Изменение интенсивности размножения и его длительности приводит к перестройке структуры популяции. При высокой численности в начале июля резко падает процент молодых в популяции с полным исчезновением этой группы к первой декаде сентября, но параллельно этому возрастает число неполовозрелых. При низкой численности группа молодых на протяжении всего периода размножения остается наиболее многочисленной, а последние молодые исчезают из популяции только в конце сентября. Близкие результаты получены Т. В. Кошкиной (1967) для года высокой численности (1963) и года низкой численности (1964). В 1963 г. популяция состояла из перезимовавших и прибыльных неполовозрелых животных, а в 1964 г. в ее составе были практически все возрастные группы. Столь значительная разница в структуре, на наш взгляд, объясняется большим перепадом численности в 1963 и 1964 гг. (47 и 5 особей на 1 га).

Большие перепады весенних численностей в природной популяции (9,4 раза) и меньшие в модельной (2,2 раза) вызвали различия в их структуре. В природной популяции вследствие высокой плотности удлиняется срок полового созревания настолько, что основная часть сеголеток остается неполовозрелой. В модельной популяции этот срок изменился много меньше и прибыльные первых пометов приступили к размножению в год своего рождения.

На основании проведенного исследования можно считать, что процесс регулирования численности, когда последняя не превышает крити-

ческого уровня, осуществляется следующим образом: «весенняя численность»→«начало размножения»→«формирование демографической структуры»→«численность»; здесь демографическая структура однозначно определяет численность. В ответ на превышение критической численности последовательность реакций популяции изменяется: «численность и структура до порога критической численности»→«превышение порога»→«изменение параметров рождаемости и смертности»→«изменение структуры популяции»→«приведение численности в соответствие с условиями среды». В этом случае помимо прямой зависимости численности от структуры популяции появляется обратная — «численность популяции — ее структура».

Динамика численности и структуры популяции определяется не только процессами, протекающими в популяции в данном году, но и ее состоянием в предыдущем, в частности она зависит от того, особи каких пометов принимают участие в формировании весенней численности следующего года (Поляков, 1954; Шварц, 1964; Фуллер, 1979). Для оценки роли различных пометов в динамике популяции была поставлена серия модельных экспериментов, в которых последовательно увеличивалось число ранних пометов, участвующих в создании весенней численности следующего года. В контрольном варианте — зверьки, родившиеся после 10 июля (4, 5, 6, 7-й пометы), в первом варианте — родившиеся после 5 июня (3, 4, 5, 6, 7-й пометы), во втором — родившиеся после 18 мая (2, 3, 4, 5, 6, 7-й пометы) и в третьем — все дожившие до осени сеголетки. Основные различия между этими вариантами и контрольным состоят в том, что по мере увеличения доли зверьков из ранних пометов в формировании весенней численности общее число пометов за сезон размножения сокращается и в варианте 3 становится равным двум в год высокой численности и четырем — в год низкой (таблица). Столь значительное уменьшение числа пометов обусловлено увеличением (более чем в 2 раза) весенных численностей, а это в свою очередь стало причиной того, что численность популяции уже в начале сезона размножения превышала критический уровень. Вследствие этого увеличилась раздвижка между очередными пометами и удлинился срок полового созревания. Это в конечном итоге и определило малое число пометов. Общее число прибыльных в случае высокой весенней численности оказалось таким же, как и в контрольном варианте, а при низкой их количество почти в 2 раза превысило число прибыльных в контрольном варианте. Вслед за увеличением числа детенышей повысился уровень «сезонного» пика и осенней численности (таблица). Так же произошли изменения в возрастной структуре популяции, которые в основном выразились в снижении доли молодых и увеличении доли зверьков старших возрастных групп.

Наблюдаемые различия в весенней численности и замедленное падение ее в конце сезона размножения имеют в своей основе недостаточно эффективное регулирование численности и структуры популяции. Причина этого, на наш взгляд, заключается в запаздывании реакции популяции на изменение ее численности как в природной, так и в модельной популяциях.

Далее была поставлена серия модельных экспериментов с целью оценки эффекта действия каждой из введенных обратных связей по изменению динамики популяции на протяжении 10—15 лет.

В варианте 4 из числа действующих исключена обратная связь «плотность — скорость полового созревания». При этом большая часть статических и динамических характеристик осталась неизменной (таблица). Исключение составляет динамика возрастной структуры популяции в годы высокой численности: в контрольном варианте к концу сентября популяция в основном состоит из молодых, в варианте 4 подобная структура устанавливается уже в начале этого месяца. Но так как эти изменения произошли только в конце сезона размножения, то они не могли существенно повлиять на динамику популяции. Поэтому регулирующий эффект связи «плотность — скорость полового созревания» практически не выражен.

В варианте 5, где из модели исключена зависимость «плотность — длительность промежутка между очередными спариваниями», существенно изменились как абсолютные значения популяционных параметров, так и их динамика (таблица). Это выразилось в увеличении весенней численности и в приближении момента достижения критического уровня численности к началу сезона размножения. Несмотря на это, в модельной популяции в год высокой весенней численности было семь пометов, а в год низкой — даже восемь. Это произошло вследствие уменьшения длительности запаздывания, обусловленного связью «плотность — длительность межродовых промежутков». При увеличении скорости размножения и весенных численностей более чем в 2 раза повысилась численность прибыльных и, как следствие этого, амплитуда «сезонного» пика (таблица). Кроме того, удлинился репродуктивный период, что одновременно с высокими весенними численностями привело к преобразованию возрастной структуры. Несмотря на то, что в 5-м варианте отсутствует явное запаздывание, обусловленное связью «плотность — длительность межродовых промежутков», в модельной популяции все-таки произошло удлинение сезона размножения, причиной которого явилась связь «плотность — скорость полового созревания». Интересно, что в предыдущем варианте эта связь практически не повлияла на популяционные характеристики. Но в данном случае вследствие высоких весенних численностей обратные связи «включились» в начале сезона размножения, поэтому в популяции за весь репродуктивный период накопилось значительное запаздывание. В конечном итоге это выразилось в удлинении сезона размножения и сопутствующих изменениях структуры популяции. В годы низких весенних численностей обратные связи «включаются» значительно позже, поэтому временная задержка незначительна и накапливается лишь к концу сезона размножения, где она уже не может быть реализована популяцией. Увеличение коэффициентов смертности зверьков младших возрастных групп в цепи обратной связи на 10% (вариант 6) довольно сильно снижает общую численность популяций, но ее эффект на плотности проявляется только тогда, когда зверьки этих возрастов перейдут в группу половозрелых (Миронов, 1973; Ивантер, 1975; Bijsalska, 1975, 1977; Krebs et al., 1978). Для животных первой группы это произойдет через 30—35 дней, для зверьков второй группы — через 18—20 дней. Повышение на 10% смертности молодых, так же как и замена обратной связи «плотность — длительность межродовых промежутков» на связь «плотность — число размножающихся самок» (вариант 7), имели близкие эффекты, которые главным образом выражались в уменьшении вариабельности основных популяционных характеристик (таблица). Следствие этого — постоянство возрастной структуры на протяжении всех 15 исследованных лет. Увеличение общего уровня численности и равенство его в разные годы (вариант 7) привели к тому, что зависимость весенней численности от осенней из V-образной (в контроле) преобразовалась в линейную с насыщением в области высоких численностей. Поскольку в последних двух вариантах отсутствуют межгодовые колебания численности, то можно думать, что рассмотренные в этих вариантах обратные связи наиболее эффективно приводят численность в соответствие с условиями среды. Эффект обратных связей «плотность — раздвижка между очередными спариваниями» и «плотность — число размножающихся самок» проявляется с запаздыванием в 57—60 дней, что соответствует сумме длительности гнездового периода, срока полового созревания и длительности беременности. Если классифицировать обратные связи по величине запаздывания, то наименьшим обладает связь «плотность — срок полового созревания» (не более 18 дней). Далее по мере увеличения длительности задержки следуют связи «плотность — смертность зверьков младших возрастных групп» (18—20 дней), «плотность — число размножающихся самок» и «плотность — раздвижка между очередными спариваниями» (57—60 дней).

Таким образом, анализ процессов, протекающих в модельной и природной популяциях, дает основание считать, что заложенные в модель и

реально существующие в природе плотностно-зависимые механизмы регуляции численности адекватны. Некоторые несоответствия между динамикой модельной и природной популяций в основном обусловлены запаздыванием ответа популяции на те или иные воздействия. В природных популяциях красной полевки это запаздывание частично компенсируется быстрой сменой биологически специфичных сезонных генераций (Шварц, 1969). В модели же реализован плотностно-зависимый механизм без учета особенностей животных, где эти запаздывания ничем не компенсируются. Это, вероятно,— основная причина возникших различий. На этом основании можно полагать, что регулирование численности замкнутых популяций красной полевки осуществляется не только посредством плотностно-зависимых механизмов регуляции (количественного изменения популяционных характеристик), но также за счет изменения качественного состава популяции: различного соотношения генетических, поведенческих и физиологических внутрипопуляционных группировок.

## ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н. Географическая изменчивость экологических признаков полевок рода *Clethrionomys*.— В кн.: Вопросы экологии. М., 1962, т. 6, с. 28.
- Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972, с. 200.
- Гашев Н. С. Динамика структуры популяций мелких мышевидных грызунов на примере контролируемых групп рыжих полевок.— Экология, 1978, № 6, с. 5.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975, с. 246.
- Калабухов Н. И. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов.— Зоол. ж., 1935, т. 14, № 2, с. 112.
- Калабухов Н. И. Физиологическая неоднородность популяций животных как один из факторов динамики численности.— В кн.: Вопросы экологии. М., 1962, т. 4, с. 30.
- Кашаров Д. Н. Среда и сообщество. М.: Гос. мед. изд., 1933, с. 162.
- Кошкина Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1965, т. 70, № 1, с. 5.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности грызунов (на примере красной полевки тайги Салаяра и норвежского лемминга).— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, № 6, с. 5.
- Кошкина Т. В., Коротков Ю. В. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1975, т. 12, с. 5.
- Лобашев М. Е., Лучников Е. М., Кайданов Л. З. О некоторых механизмах регуляции структуры и численности популяций животных.— В кн.: Проблемы современной экологии. Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1970, № 2, с. 155.
- Миронов А. Д. Некоторые особенности внутривидовых территориальных взаимоотношений у рыжих полевок.— Вестн. ЛГУ, 1973, № 15, с. 150.
- Наумов Н. П. Очерк сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 202.
- Наумов Н. П. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных.— Ж. общ. биол., 1965, т. 26, № 1, с. 625.
- Оленев Г. В. Динамика генерационной структуры популяций рыжей полевки в период спада и восстановления численности.— В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979, с. 25.
- Пегельман С. Г., Корабельников В. М. Величина выводков и темп развития потомков у грызунов.— Экология, 1972, № 2, с. 36.
- Поляков И. Я. К теории прогноза численности грызунов.— Ж. общ. биол., 1954, т. 15, № 2, с. 91.
- Петров О. В., Айрапетьянц А. Э. О размножении и первых стадиях постэмбрионального развития рыжей полевки в лабораторных условиях.— Вестн. ЛГУ, 1961, № 21, с. 51.
- Свириденко П. А. Размножение и гибель мышевидных грызунов.— Тр. по защите растений. Л., 1934, сер. 4, № 3, с. 121.
- Свириденко П. А. Размножение и колебания численности рыжей полевки в условиях Украины.— Вестн. зоол., 1967, № 2, с. 9.
- Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок в южно-таежных лесах Вятско-Камского междуречья.— Мат. по познанию фауны и флоры СССР. М.: МОИП, 1971, № 46 (61), с. 145.
- Формозов А. Н. Очерк экологии мышевидных грызунов-носителей туляремии.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М., 1947, № 1, с. 92.
- Фуллер У. А. Регуляция созревания молодняка у *Clethrionomys gapperi*.— Экология, 1979, № 2, с. 58.
- Шварц С. С. О возрастной структуре популяций млекопитающих.— Тр. Урал. отд. МОИП. Свердловск, 1959, № 2, с. 3.
- Шварц С. С. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов.— Ж. общ. биол., 1964, т. 25, № 6, с. 417.

- Шварц С. С.* Возрастная структура популяций животных и проблема микроэволюции (теоретический анализ проблемы).—Зоол. ж., 1965, т. 44, № 10, с. 1443.  
*Шварц С. С.* Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969, с. 200.  
*Шварц С. С., Оленев В. Г., Жигальский О. А., Кряжимский Ф. В.* Изучение роли сезонных генераций мышевидных грызунов на имитационной модели.—Экология, 1977, № 3, с. 12.  
*Шилов И. А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977, с. 231.  
*Bujalska G.* Reproduction and mortality of bank vole and the changes in the size of an island population.—Acta theoriol., 1975, v. 20, № 3, p. 41.  
*Bujalska G.* Regulatory mechanisms and dynamics of an island population of Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780).—Bull. OEPP, 1977, v. 7, № 2, p. 411.  
*Chitty D., Pimentel D., Krebs C. J.* Food supply of overentired voles.—J. Anim. Ecol., 1968, v. 37, p. 113.  
*Christian J. J.* The adreno-pituitary system and population cycles in mammals.—J. Mammal., 1950, v. 31, № 3, p. 245.  
*Christian J. J., Davis D. E.* Endocrines, behaviour and population.—Science, 1964, v. 146, № 3651, p. 1550.  
*Coutts R. R., Rowlands I. W.* The reproductive cycle of the shower vole.—J. Zool., 1969, v. 158, № 1, p. 329.  
*Elton C. S.* Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects.—Brit. J. Exper. Biol., 1924, v. 2, p. 119.  
*Gliwicz J.* Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank voles.—Acta theriol., 1975, v. 20, № 4, p. 57.  
*Krebs C. I.* Genetic and behavioural studies on fluctuating vole populations.—Proc. Adv. Stud. Inst. Dynamics Numbers, 1970, p. 243.  
*Krebs C. J., Redfield J. A., Taitt M.* A pulsed-removal experiment on the vole *Microtus townsendii*.—Canad. J. Zool., 1978, v. 56, p. 2253.  
*Myers J. H., Krebs C. J.* Genetic, behavioural and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus ochrogaster*.—Ecol. Monogr., 1971, v. 41, p. 53.  
*Myers J. H., Krebs C. J.* Population cycles in rodents.—Sci. Amer., 1974, v. 230, № 6, p. 38.  
*Tomarin R. H., Krebs C. I.* Microtus population biology. II. Genetic changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species.—Evolution, 1969, v. 23, № 2, p. 183.

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск

Поступила в редакцию  
27.III.1980

## A MODEL STUDY OF POPULATION DENSITY-DEPENDENT MECHANISMS CONTROLLING THE ABUNDANCE IN CLETHRIONOMYS RUTILUS PALL.

O. A. ZHIGALSKY

*Institute of Plant and Animal Ecology, the Urals Branch of the USSR Acad. Sci.,  
Sverdlovsk*

### Summary

An analysis of population density-dependent mechanisms controlling the abundance was performed using a mathematical simulation model. The model was based on the assumption of specificity of the structural groups forming a population. The behaviour of the model population of *Clethrionomys rutilus* Pall. was similar to that of its natural population. It has been found that there is a time lag in the manifestation of the effect of all feedbacks in the population. In *C. rutilus* populations this time lag is partially compensated by a quick succession of the biologically specific population groups. It has been established that fluctuations in the abundance and structure of the population cannot be accounted for by the density-dependent control mechanisms. It is necessary to include data on changes in the qualitative composition of the population, i. e. on different ratios of its genetic, behavioural and physiological groups.